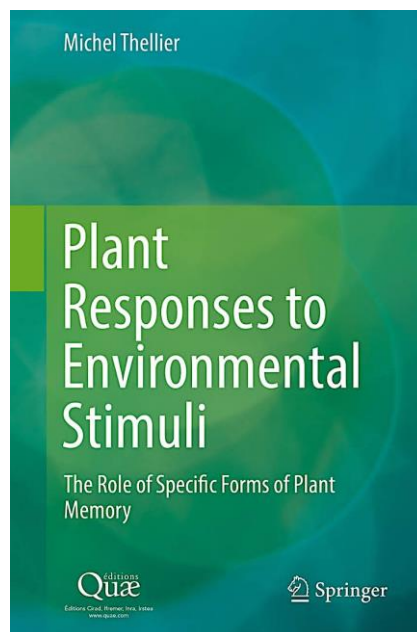


PLANT RESPONSES TO ENVIRONMENTAL STIMULI - THE ROLE OF SPECIFIC FORMS OF PLANT MEMORY¹

par Michel THELLIER²



Dominique Job³ - Les plantes doivent fréquemment faire face à des stress biotiques et abiotiques et elles ont développé des mécanismes sophistiqués d'adaptation et de défense. À la différence des animaux, les plantes ne peuvent pas se déplacer pour rechercher leur alimentation, ni fuir leurs prédateurs ou des conditions environnementales défavorables. Elles doivent donc optimiser la façon dont elles utilisent leurs ressources pour assurer leur survie. Leur capacité à apprendre de l'expérience vécue et à mémoriser des expériences antérieures peut être considérée comme une forme d'intelligence (Trewavas, 2004, 2014 ; Leopold, 2014).

Au cours des dernières années, des éléments importants de ces adaptations ont été identifiés, par exemple les modifications épigénétiques de la chromatine par méthylation/déméthylation de l'ADN ou le positionnement des nucléosomes. De telles modifications peuvent fournir une base mécanistique d'une mémoire de stress, permettant aux plantes de répondre plus efficacement à un nouveau stress et même de préparer leur descendance à de futurs stress (mémoire transgénérationnelle ; Slaughter et al., 2012 ; Pastor et al., 2013). Cet état de surveillance accrue est appelé sensibilisation ou « priming ». Ce dernier terme est relativement difficile à traduire en français. Il revêt par exemple les sens suivants : amorçage, induction/potentialisation, durcissement, acclimatation, prétraitements, Nous utiliserons dans la suite de cette analyse le terme « priming », communément admis dans la communauté scientifique, pour indiquer qu'une exposition préalable à un facteur déclenchant peut rendre les plantes plus tolérantes à l'exposition

¹ Editions Quae, Paris, 2017, 106 pages.

² Membre de l'Académie des sciences, membre de l'Académie d'agriculture de France.

³ Directeur de recherche émérite au CNRS, laboratoire mixte CNRS/Bayer CropScience (UMR 5240) ; membre de l'Académie d'agriculture de France.

future de divers stress. Tous les travaux s'accordent sur l'idée qu'un tel priming des réponses de défense confère aux plantes un avantage de fitness et de réactivité par rapport à une induction directe de résistance par classique expression de réseaux de gènes. Une meilleure compréhension de comment et dans quelles situations les plantes peuvent utiliser cette mémoire est d'un très grand intérêt tant scientifique qu'appliqué.

Ces questions sont abordées par Michel Thellier, professeur émérite à l'université de Rouen, membre de l'Académie des sciences et membre de l'Académie d'agriculture de France, dans un ouvrage récent publié en anglais : *Plant responses to environmental stimuli - The role of specific forms of plant memory* (Quae -106 pages). Cet ouvrage se base sur de nombreux travaux de l'auteur et de ses collaborateurs (pour une revue, voir Thellier & Lüttge, 2013). L'objectif est de nous expliquer comment, malgré l'absence de système nerveux, les plantes ont une mémoire qui, bien que différente de la nôtre, s'avère primordiale pour leur survie et leur évolution. Ces travaux documentent l'idée que si les animaux conservent la mémoire des faits, les plantes, elles, conservent la mémoire de l'instruction, c'est-à-dire de la façon de réagir à un stimulus. Cette mémoire est essentielle à l'acclimatation des végétaux aux contraintes de leur environnement. L'ouvrage est précédé d'une excellente préface de Hervé Le Guyader, professeur de biologie évolutive à l'Université Pierre et Marie Curie.

Dans une première partie, l'auteur nous présente l'objet de ses études, c'est-à-dire les plantes. On y trouvera les bases nécessaires pour comprendre leur structure et leur fonctionnement. Dans une seconde partie (chapitre 2), l'auteur nous informe sur la sensibilité des plantes aux stimuli, notamment quant à la variété des informations que les plantes perçoivent (photopériode, gravité, défense en réponse aux stress environnementaux). Il relate ensuite la découverte fortuite (sérendipité) de l'existence d'une mémoire de type stockage/rappel chez des plantules de Bident poilu (*Bidens pilosus*) (chapitres 3 et 4) en soulignant les difficultés rencontrées au début pour faire accepter ce nouveau concept à la communauté scientifique. Dans de telles expériences les plantules sont par exemple soumises à un stimulus de piqûres dans différentes conditions de culture. Si elles se trouvent sur une solution nutritive classique elles ne réagissent pas. Par contre, si elles sont cultivées sur une solution extrêmement diluée leur allongement journalier est diminué de l'ordre de 30 %. Enfin, si elles subissent les piqûres alors qu'elles sont en solution normale puis sont transférées sur une solution diluée leur allongement est diminué de 30 %. Un tel résultat indique un stockage d'information suite au stimulus de piqure lorsque les plantules étaient en solution normale et un rappel de cette information plus tard lorsqu'elles étaient en solution diluée. Une fois ces résultats décrits, l'auteur répond à deux questions essentielles. Quelles sont les similitudes et les différences avec la mémoire des animaux (chapitres 5 et 6) ? A quoi sert cette mémoire, quels sont ses avantages évolutifs (chapitre 7) ?

Une synthèse et un modèle sont proposés au chapitre 8. Ce modèle repose sur l'activation, en réponse à un stimulus, de l'expression de différents groupes de gènes intervenant dans la mémorisation, sous contrôle de modifications épigénétiques de la chromatine (e.g. méthylation/déméthylation de l'ADN verrouillant ou activant ces gènes). Une telle activation est en particulier induite par des ondes calciques. On sait en effet que différents stress induisent des variations spécifiques du niveau de Ca^{2+} cellulaire, lequel fonctionne comme un messenger modulant divers processus physiologiques importants pour l'adaptation aux stress. Ces signaux Ca^{2+} cellulaires sont décodés et transmis par diverses protéines liant le calcium (protéines kinases, facteurs de transcription, ...) qui relaient cette information dans les réponses en aval (Reddy et al., 2011). On sait par ailleurs, et c'est un élément important du modèle présenté au chapitre 8, que, chez les plantes, les modifications épigénétiques (méthylations/déméthylations) de l'ADN en réponse à des

conditions environnementales (par exemple l'influence de la température et des saisons sur le temps de floraison) sont transmissibles aux générations suivantes (Heard & Martienssen, 2014 ; Quadrana & Colot, 2016).

Les trois annexes situées en fin de document apportent des éléments complémentaires pour bien comprendre ce sujet de la mémoire des plantes. La première, s'intitule « codes et messages secrets » traite des mécanismes de codage des séquences des acides nucléiques (système à quatre bases) et des protéines (système utilisant vingt acides aminés). La seconde, « magie moléculaire », nous initie à la biosynthèse des protéines à partir du code ADN et répond à d'autres questions fondamentales comme l'évolution des êtres vivants. La troisième, « condensation/décondensation du calcium », nous renseigne sur le rôle fondamental du calcium pour le transfert de l'information chez les plantes (voir Dodd et al., 2010).

Ce travail de pionnier de Michel Thellier a servi de base à de nombreux travaux dont on peut souligner quelques études récentes. L'une d'entre elles concerne les feuilles de la sensitive (*Mimosa pudica* L.) qui se replie instantanément lorsqu'on les touche ou lorsque la plante en pot est soulevée brusquement. En revanche, si la manipulation du pot est renouvelée à plusieurs reprises, la réponse foliaire diminue progressivement pour disparaître bien que la plante continue à refermer ses feuilles lorsqu'on les effleure. La sensitive a ainsi mis en mémoire qu'être soulevée n'est pas un facteur de dangerosité (Gagliano et al., 2014). Une autre étude récente montre que lorsqu'un coup de vent plie les branches du peuplier tremble (*Populus tremula* L.), des gènes impliqués dans la transduction du signal mécanique s'expriment rapidement en réaction au stress produit. Toutefois, lorsque le vent plie à nouveau les branches plusieurs jours de suite, l'expression de ces gènes diminue. L'arbre a donc mémorisé que l'effet du vent ne menace en rien sa survie (Martin et al., 2010).

Par ailleurs, d'autres travaux ont montré que ces phénomènes de mémorisation ne concernent pas uniquement la réponse des plantes aux stress biotiques et abiotiques. En effet, de tels phénomènes ont été décrits, par exemple lors de l'imbibition et la germination des graines. En particulier, un traitement nommé priming (prégermination) des graines a fait l'objet de nombreux travaux (Corbineau, 2012 ; Rajjou et al., 2012 ; Tanou et al., 2012). Il consiste à imbiber partiellement les graines sans atteindre le stade d'émergence de la radicule. Il s'avère que, durant cette imbibition contrôlée, 1/ les graines enclenchent des processus pré-germinatifs permettant le redémarrage du métabolisme cellulaire et 2/ que cette « avance » sur la germination est conservée après séchage des graines primées (retrait du signal déclenchant, en l'occurrence l'eau). Il s'agit donc bien d'un phénomène de mémorisation permettant aux graines sèches ayant expérimenté une imbibition de présenter une germination plus uniforme et rapide en comparaison des graines témoins (Rajjou et al. 2012 ; Chen & Arora, 2013).

D'autre part, une étude récente explicite les mécanismes de la mémorisation des saisons par les plantes. Cette étude montre que les plantes se souviennent des saisons et utilisent cette mémoire pour programmer le temps de germination de leurs graines. Les plantes développent en particulier une mémoire des températures expérimentées permettant aux graines de leur descendance de déterminer la période de l'année propice à leur germination et de modifier leurs taux de germination pour assurer que leur croissance et leur développement sont coordonnés avec les saisons. Cette mémorisation repose sur l'accumulation d'une protéine particulière, la protéine Flowering Locus T (Chen et al., 2014).

Quels seraient les mécanismes moléculaires responsables de la mémorisation chez les plantes ? Comme le souligne Michel Thellier dans son modèle du chapitre 8, une

manifestation possible de la mémoire résiderait dans une réponse transcriptionnelle modifiée, durant laquelle le stimulus de priming induirait directement ou indirectement (via des marques épigénétiques) des variations de l'expression de certains gènes (activation ou répression). Comme l'ont également montré l'auteur et ses collaborateurs l'expression de ces gènes influencera en retour l'accumulation de protéines spécifiques modifiant le protéome cellulaire (voir chapitre 4, paragraphe 4.3.6 du livre ; Tafforeau et al., 2006).

Toutefois, d'autres mécanismes reposant sur les protéines et ne faisant pas appel à une régulation transcriptionnelle existent, comme par exemple les mécanismes post-traductionnels affectant la conformation, la stabilité et/ou l'activité des protéines. Ainsi Jacques Ricard (Académie des sciences) et ses collaborateurs ont décrit le concept de mémoire des enzymes. Cette mémoire repose sur le fait qu'une enzyme peut changer de conformation après fixation d'un ligand, ce qui affecte son activité, et que le retour vers la conformation initiale de l'enzyme, après séparation du ligand, est très lent. En d'autres termes, l'enzyme libre qui est libérée après la catalyse ou la fixation du ligand est dans une conformation différente de celle initiale, ce qui implique que l'enzyme se souvient pendant un certain temps de la configuration stabilisée par le dernier ligand avant de retrouver sa conformation initiale. Cette faculté de mémorisation confère aux enzymes des propriétés cinétiques similaires de celles rencontrées dans les phénomènes de coopérativité, bien que ne reposant pas sur les mécanismes classiques d'allostérie (Ricard et al., 1974, 1977 ; Job et al., 1988).

Une autre forme de mémoire auto-entretenu, indépendante de la transcription, est la transmission de prions ou protéines de type prion, dont la conformation mutante induit la conversion de protéines de type sauvage en état de prion. Il est très intéressant de noter à ce propos la découverte récente de près de 500 protéines de type prion chez les plantes. En particulier, une protéine nommée Luminidependens (LD), impliquée dans la floraison, comporte des motifs structuraux retrouvés chez les prions et se comporte de fait comme une protéine prion lorsqu'elle est exprimée dans la levure. Les résultats indiquent que cette protéine LD jouerait un rôle dans la mémoire de l'exposition au froid d'une plante pendant l'hiver, c'est-à-dire durant le phénomène bien connu de vernalisation, un exemple de mémoire épigénétique des changements environnementaux antérieurs (Chakrabortee et al., 2016). En accord avec ces travaux, une analyse très récente a permis de découvrir que de nombreuses protéines potentiellement amyloïdogènes sont abondantes dans les protéomes végétaux (Antonets & Nizhnikov, 2017). Ceci est particulièrement intéressant sachant que de telles protéines (e.g. la protéine beta-amyloïde) sont impliquées chez les animaux (y compris les humains) dans la formation de la mémoire à long terme.

Cet ouvrage remarquable est principalement destiné à des chercheurs car il fait le point sur l'état des connaissances sur une problématique, en pleine évolution, de mémoire chez les plantes. Toutefois, les recherches sur les phénomènes de mémorisation des plantes, dont Michel Thellier a été un précurseur, donnent lieu à des applications importantes en agriculture. C'est le cas dans le secteur de la protection des cultures avec le développement de nouvelles molécules capables d'éliciter les défenses des plantes et dont on peut espérer qu'elles remplaceront les pesticides classiques et qu'elles contribueront à l'émergence d'une agriculture plus raisonnée. C'est également le cas des traitements de priming couramment utilisés par l'industrie des semences pour améliorer la qualité germinative des graines et donc le rendement des cultures.

Cet ouvrage en expliquant comment les plantes sont capables de développer une mémoire amène l'idée qu'elles sont de fait plus intelligentes qu'on ne le pense (www.youtube.com/watch?v=Ptz1eFI9k0Q ; www.youtube.com/watch?v=m8KIDz92JTQ). Ce constat révolutionne notre manière de voir le monde végétal.

Références

- Antonets KS, Nizhnikov AA. 2017. Predicting amyloidogenic proteins in the proteomes of plants. *International Journal of Molecular Sciences* **18**, 2155
- Chakrabortee S, Kayatekin C, Newby GA, Mendillo ML, Lancaster A, Lindquist S. 2016. Luminidependens (LD) is an Arabidopsis protein with prion behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* **113**, 6065–6070
- Chen K, Arora R. 2013. Priming memory invokes seed stress-tolerance. *Environmental and Experimental Botany* **94**, 33–45
- Chen M, MacGregor DR, Dave A, Florance H, Moore K, Paszkiewicz K, Smirnov N, Graham IA, Penfield S. 2014. Maternal temperature history activates Flowering Locus T in fruits to control progeny dormancy according to time of year. *Proceedings of the National Academy of the USA* **111**, 18787–18792
- Corbineau F. 2012. Markers of seed quality: from present to future. *Seed Science Research* **22**, Issue S1, S61–S68
- Dodd AN, Kudla J, Sanders D. 2010. The language of calcium signaling. *Annual Review of Plant Biology* **61**, 593–620
- Gagliano M, Renton M, Depczynski M, Mancuso S. 2014. Experience teaches plants to learn faster and forget slower in environments where it matters. *Oecologia* **175**, 63–72
- Heard E, Martienssen RA. 2014. Transgenerational epigenetic inheritance: myths and mechanisms. *Cell* **157**, 95–109
- Job D, Soulié J-M, Job C, Shire D. 1988. Potential memory and hysteretic effects in transcription. *Journal of Theoretical Biology* **134**, 273–289
- Leopold C. 2014. Smart plants: Memory and communication without brains. *Plant Signaling & Behavior* **9**, e972268
- Martin L, Leblanc-Fournier N, Julien JL, Moulia B, Coutand C. 2010. Acclimation kinetics of physiological and molecular responses of plants to multiple mechanical loadings. *Journal of Experimental Botany* **61**, 2403–2412
- Pastor V, Luna E, Mauch-Mani B, Ton J, Flors V. 2013. Primed plants do not forget. *Environmental and Experimental Botany* **94**, 46–56
- Quadrana L, Colot V. 2016. Plant transgenerational epigenetics. *Annual Review of Genetics* **50**, 467–491
- Rajjou L, Duval M, Gallardo K, Catusse J, Bally J, Job C, Job D. 2012. Seed germination and vigor. *Annual Review of Plant Biology* **63**, 507–533
- Reddy ASN, Ali GS, Celesnik H, Day IS. 2011. Coping with stresses: Roles of calcium- and calcium/calmodulin-regulated gene expression. *The Plant Cell* **23**, 2010–2032
- Ricard J, Buc J, Meunier J-C. 1974. Regulatory behavior of monomeric enzymes. 1. The mnemonical enzyme concept. *European Journal of Biochemistry* **49**, 195–208
- Ricard J, Buc J, Meunier J-C. 1977. Enzyme memory. 1. A transient kinetic study of wheat-germ hexokinase LI. *European Journal of Biochemistry* **80**, 581–592
- Slaughter A, Daniel X, Flors V, Luna E, Hohn B, Mauch-Mani B. 2012. Descendants of primed Arabidopsis plants exhibit resistance to biotic stress. *Plant Physiology* **158**, 835–843
- Tafforeau M, Verdus M-C, Norris V, Ripoll C, Thellier M. 2006. Memory processes in the response of plants to environmental signals. *Plant Signaling & Behavior* **1**, 9–14
- Tanou G, Fotopoulos V, Molassiotis A. 2012. Priming against environmental challenges and proteomics in plants: Update and agricultural perspectives. *Frontiers in Plant Science* **3**, 216
- Thellier M, Lüttge U. 2013. Plant memory: a tentative model. *Plant Biology* **15**, 1–12
- Trewavas A. 2004. Aspects of plant intelligence: an answer to Firm. *Annals of Botany* **93**, 353–357
- Trewavas A. 2014. Plant behaviour and intelligence. Oxford University Press, 291 pages